УДК 576.895.42

ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА И ОБИЛИЯ КЛЕЩЕЙ IXODES PERSULCATUS В СЕЗОНЕ АКТИВНОСТИ (IXODIDAE)

С. П. Расницын, Л. В. Репкина

Институт медицинской паразитологии и тропической медицины имени Е. И. Марциновского Министерства здравоохранения СССР, Москва

В работе рассматривается закономерность сезонного изменения физиологического возраста взрослых клещей $I.\ persulcatus$ и взаимосвязь этого процесса с сезонным ходом обилия активных особей. Обсуждается вопрос о возможности прогноза физиологического возраста и обилия клещей в течение одного сезона.

Закономерность изменений физиологического возраста и связь его с некоторыми другими популяционно-экологическими характеристиками изучена недостаточно. До настоящего времени возраст Ixodes persulcatus P. Sch. в каждый определенный период сезона активности устанавливался по выборкам, произведенным в соответствующее время сезона (Балашов, 1962, и др.). Все исследователи ограничивались констатацией факта постоянного старения активных особей. Показано также, что во второй половине сезона активности происходит замедление процесса старения клещей (Успенский, Репкина, 1974).

Располагая более подробными исследованиями изменений физиологического возраста активных *I. persulcatus* в течение сезона, мы попытались дать математический анализ этого процесса, а также сопоставить изменения физиологического возраста с изменениями обилия активных особей.

материал и методика

Настоящее сообщение основывается на данных, собранных в 1970 г. в районе строительства Саяно-Шушенской ГЭС (начальник экспедиции Р. Л. Наумов). Наблюдения проводились в двух стациях: березовом и пихтовом лесу. Подробное описание места работы приведено в статье Рубиной и Наумова (1970). Работа проводилась следующим образом: начиная с 19 V в березняке и с 21 V в пихтарнике оценивалось состояние гемипопуляции активных самок и самцов *I. persulcatus*. С этой целью каждые 7—10 дней проводили учет обилия на фиксированном километровом маршруте и сбор клещей для последующего определения их физиологического возраста (степени истощенности) по методике Балашова (1961) в модификации Репкиной (1971, 1972, 1976). Характеристикой физиологического возраста группы служило среднее значение физиологического возраста входящих в нее особей. Таким образом, было прослежено изменение в течение сезона возраста 4 групп клещей: самок и самцов в двух типах леса.

Для сопоставления возраста группы с ее обилием использовали не абсолютные показатели обилия (число особей на единицу учета), а относительные — обилие в день учета, взятое в процентах от максимального значения обилия этой группы за сезон. Сопоставление проведено только для самок

и самцов из пихтарника, так как в березняке обилие клещей было очень низким и не превышало 6 особей на 1 км маршрута.

Объем исследованного на физиологический возраст материала приводится вместе с полученными результатами.

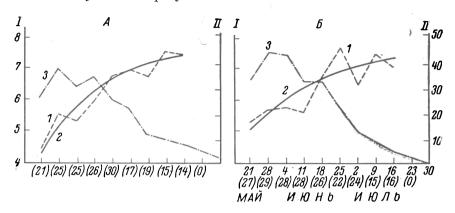


Рис. 1. Изменение возраста и сезонного обилия клещей *I. persulcatus* в пихтарнике в сезоне активности 1970 г.

A— самцы, B— самки. По оси абсцисс: верхний ряд — дата наблюдений, в скобках — число особей, исследованных на физиологический возраст. По оси ординат: I— средний возраст группы в баллах, II— обилие клещей на 1 км маршрута. I— эмпирические данные по возрасту клещей в баллах; 2— теоретический возраст группы клещей, в баллах; 3— число особей на 1 км маршрута.

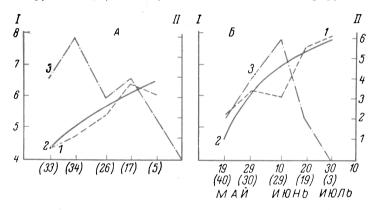


Рис. 2. Изменение возраста и сезонного обилия клещей *I. persulcatus* в березняке в сезоне активности 1970 г.

Обозначения такие же, как на рис. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На рис. 1 и 2 приведены данные по сезонному изменению возраста различных групп клещей, а также сезонный ход их обилия. Изменение возраста клещей во всех группах происходит аналогично описанному ранее (Репкина, 1971, 1972; Успенский, Репкина, 1974): клещи с течением времени постепенно стареют. В начале сезона этот процесс идет быстрее, в конце сезона замедляется. Вид кривой сезонного изменения возраста наводит на мысль о закономерном характере этого процесса. Для его описания мы применили уравнение асимптотического роста:

$$V_t = V_{\text{max}} - (V_{\text{max}} - V_0) : e^{ct},$$
 (1)

где V_t — возраст группы в определенный момент времени t; t — число дней, прошедших со дня активации клещей; V_{\max} — максимальное возможное значение возраста клещей; V_0 — возраст активирующихся особей; e — основание натуральных логарифмов; c — показатель скорости «старения» клещей в исследованном диапазоне возрастов.

Вид уравнения и его параметры выбраны, исходя из следующих соображений. Было показано, что истощенность является основной причиной гибели клещей в конце сезона активности (Балашов, 1962; Князева, 1964; Лыков, 1966, 1967; Хижинский, 1968). В процессе расходования запасных питательных веществ каждая особь переходит из одной степени истощен-

ности в другую, пока не погибнет от полного истощения. Поэтому процесс старения, т. е. увеличения среднего возраста группы, является функцией продолжительности периода активности, в течение которого расходуются запасные питательные вещества. Увеличение возраста не может быть прямо пропорционально времени, так как постоянное отмирание самых старых организмов вызывает замедление старения всей группы. Чем выше средний возраст группы и чем больше в ней, следовательно, особей старшего воз-

Таблица 1
Значения показателя скорости
изменения возраста (c)
природных групп клещей
I. persulactus

Стация	Самки	Самцы
Березняк	0.057	0.028
Пихтарник	0.021	0.033

растного класса (в результате чего больше отмирающих особей), тем медленнее увеличивается ее возраст. А это значит, что кривая зависимости возраста от времени асимптотически приближается к значению максимально возможного возраста клещей. Такое асимптотическое увеличение возраста

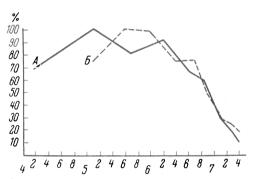


Рис. 3. Сопоставление возраста и относительного обилия самцов и самок I. persulcatus (в пихтарнике).

По оси абсцисс — средний возраст группы, в баллах; по оси ординат — значение относительного обилия клещей (в %); A — самцы, B — самки.

и отражает уравнение (1). Параметр $V_{\rm max}$ уравнения (1), соответствующий максимальному возрасту клещей, принят равым 8.0, так как мы пользовались 8-балльной шкалой, а параметр V_0 принят равным 4.0 — наиболее низкому значению возраста активирующихся особей (Успенский, Репкина, 1974). В результате подстановки этих данных уравнение (1) принимает вид:

$$V_t = 8.0 - 4.0 \cdot e^{ct} \tag{1a}$$

Путем выравнивания эмпирических данных по методу наименьших квадратов (метод Чебышева) в каждом варианте построена теоретическая кривая изменения возраста в сезоне. Эта кривая дает хорошее приближение эмпирических данных (рис. 1 и 2). Имеющиеся отклонения вполне объяснимы случайной ошибкой, вызванной небольшим объемом выборок.

Значения показателя скорости перехода клещей из одного возраста в другой (c) (табл. 1) свидетельствуют о том, что интенсивность старения клещей в разных группах довольно близка и очень мала. Различия клещей из разных групп, вероятно, связаны в первую очередь с влиянием случайных причин, на фоне которых возможные физиологические особенности особей разного пола и влияние условий обитания не выявились.

В течение сезона происходит не только увеличение возраста популяции, но и закономерное изменение обилия активных особей (рис. 1 и 2). В начале сезона (до пика обилия), число активирующихся особей превышает число отмирающих, и в результате численность активной части популяции нарастает. Когда процессы активации и отмирания уравновешиваются, кривая обилия дает пик. Спад обилия происходит за счет того, что за единицу времени отмирает больше особей, чем активируется, или активация вовсе прекращается.

Сравнение сезонных изменений возраста популяции и относительного обилия активных особей показывает, что эти процессы скоррелированы (рис. 3): для каждого значения возраста активных клещей характерен определенный диапазон значений относительного обилия. Так, максимум обилия самцов в пихтарнике приходится на возраст 5.1 балла, а самок — 5.6—6.0 (в среднем 5.8) баллов. После того как возраст превысил 6.5 баллов в обеих группах начался резкий спад обилия клещей, а к тому времени, как возраст группы достиг 7.4 балла, осталось не более 20% от максимального числа активных особей, после чего клещи уже не вылавливались вовсе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показали, что процесс старения различных групп клещей в течение сезона имеет закономерный характер. Конечно, события, происходящие в природных популяциях, не строго следуют общей закономерности процесса. В силу случайных причин происходят всякого рода флюктуации. Кроме того, наблюдающиеся расхождения эмпирических и теоретических величин могут быть следствием ошибки репрезентативности наблюдений. Все же возможность математического описания процесса позволяет по немногим выборкам (минимум двум) прогнозировать состояние популяции и ретроспективно оценивать события.

Установленная закономерность изменения возрастного состава, описываемая формулой (1а), дает возможность определять состояние активной части взрослых клещей на любой момент времени (предшествующий или последующий) по ее состоянию на момент исследования. Для этого прежде всего нужно определить величину c. Значение этого параметра можно вычислить c помощью следующего уравнения.

$$c = \frac{\ln(8.0 - V_i) - \ln(8.0 - V_k)}{t_k - t_i}, \tag{2}$$

где i и k — любые, но неодинаковые моменты времени. (Эта формула получена из формулы (1a) путем решения системы уравнений, определяющих значения V_i и V_k).

Чтобы узнать, когда группа достигнет определенного возраста, т. е. для определения t_x по заданному V_x , формулу (2) нужно преобразовать, заменив k на x

$$t_x - t_i = \frac{\ln(8.0 - V_i) - \ln(8.0 - V_x)}{c} . \tag{3}$$

Для определения возраста на какой-то заданный момент времени, т. е. для определения V_x по заданному t_x , формулу (3) нужно представить в виде

$$\ln (8.0-V_x) = \ln (8.0-V_i) - c (t_x-t_i),$$
 обозначив $y = \ln (8.0-V_i) - c (t_x-t_i),$ имеем
$$V_x = 8.0 - e^y.$$

Для примера и для проверки полученных закономерностей попробуем проанализировать данные о возрастном составе клещей, полученные тем же методом в 1969 г. (фактический материал приведен в работе Успенского и Репкиной, 1974). Было установлено, что в пихтарнике 13 V активная часть популяции самок имела возраст 5.1 балла, а 3 VII — 7.2 балла (цифры округлены до ± 0.05). По этим данным определяем параметр c. Из уравнения (2) имеем

$$c = \frac{\ln (8.0 - 5.1) - \ln (8.0 - 7.2)}{51} \approx 0.025$$

(между 13 V и 3 VII прошел 51 день).

Зная c, вычислим возраст активных клещей на $28~\mathrm{V}$ и $17~\mathrm{VI}$ (на эти даты есть эмпирические данные). За точку отсчета возьмем $13~\mathrm{V}$. Используя формулу (4), для $28~\mathrm{V}$ имеем

$$\ln (8.0 - V_{28}) = \ln (8.0 - 5.1) - 0.025 \cdot 15 \approx 0.69$$

откуда

$$V_{28} = 8.0 - e^{0.69} \approx 6.1.$$

Точно так же получаем величину среднего возраста активных клещей для 17 VI.

$$V_{17} \approx 6.8$$
.

Эмпирические данные (5.8 и 7.1 соответственно для 28 V и 17 VI) близки к расчетным. Расхождение вполне объясняется ошибкой репрезентативности, так как исследованные партии состояли из небольшого числа особей (не более 31).

Обнаруженная взаимосвязь среднего возраста и относительного обилия активных особей позволяет предсказать и ретроспективно оценить одну из этих характеристик по другой.

Для примера попытаемся определить даты пика обилия и конца сезона активности самок в 1969 г. в пихтарнике (по материалам той же работы Успенского и Репкиной, 1974). Для этого надо определить даты, когда возраст изучаемой группы был равен 5.8 балла (пик обилия) и 7.4 баллам (конец массовой активности). Используя формулу (3), получаем, что возраст в 5.8 балла группа имела спустя 11 дней после 13 V.

$$t_x - t_{13} = \frac{\ln(8.0 - 5.1) - \ln(8.0 - 5.8)}{0.025} \approx 11.$$

Аналогичным способом узнаем, что возраст 7.4 балла был спустя 70 дней после 13 V. Эти цифры позволяют заключить, что в сезоне 1969 г. пик обилия активных самок приходился примерно на 24 V и что примерно с 22 VII клещи стали очень малочисленны. Рассчитанные даты близки к эмпирическим данным, полученным в этом районе в том же сезоне 1969 г. (Арумова, Рубина, 1974). Подобный анализ можно провести и в обратном порядке: по обилию определить возраст взрослых клещей активной части популяции.

Если связь изменения обилия клещей с изменением возраста группы подтвердится на более обширном материале, то можно будет прогнозировать по возрасту не только относительное, но и абсолютное значение обилия, что, конечно, возможно лишь в том случае, когда это обилие известно, хотя бы для одной даты.

Таблица 2 Обилие и физиологический возраст *I. persulcatus* на Западном Саяне в пихтарнике в сезоне 1969 г.

Эмпиричес		данные	Расчетные данные	
Период сезона	абсолютное обилие клещей (число особей на единицу площади)	возраст клещей (баллы)	относительное обилие клещей (в %)	абсолютное обилие клещей
II декада мая III » » II » июня I » июля	40 80 40 20	5.0 5.6 6.7 7.1	Менее 100 100 65 30	Менее 80 80 52 24

Рассмотрим для примера материалы из работ Арумовой и Рубиной (1974) и Успенского и Репкиной (1974). Данные этих работ о сезонном ходе изменения обилия и возраста клещей сведены в табл. 2. (Данные по физиологическому возрасту самок и самцов объединены, так как в учетах обилия они подсчитывались совместно).

Для расчета обилия клещей на каждый период сезона нужно сопоставить значение возраста группы ¹ с относительным обилием на рис. 3. Результаты этих сопоставлений приведены в графе 4 табл. 2. Допустим, что нам известно абсолютное значение обилия клещей только в III декаде мая (80 клещей на единицу учета). Зная, какую долю (от максимального) составляет обилие в каждый определенный период сезона, легко рассчитать и абсолютные значения обилия (графа 5 табл. 2). Сравнение расчетных и эмпирических данных по обилию клещей показывает, что различия между ними невелики.

Приведенное исследование основано лишь на материале одного сезона наблюдений и только одного из пунктов обширного ареала I. persulcatus. В каждом районе могут быть свои особенности старения активных клещей и связи этого процесса с их обилием. Все же, поскольку кривая сезонного хода обилия клещей данного вида всегда имеет одновершинный характер (Коренберг и др., 1974), общий ход старения клещей и связь процесса старения с изменением их обилия везде должна быть более или менее тесной. Поэтому мы надеемся, что предлагаемый материал может послужить для выявления закономерностей, общих для вида в целом.

выводы

- 1. Изменение в течение сезона активности физиологического возраста клещей I. persulcatus происходит по закономерности, описываемой асимптотической функцией. Знание этой закономерности позволяет вычислить состояние популяции взрослых клещей на любой (в течение сезона) момент времени по ее состоянию в известный момент.
- 2. Изменение возрастного состава активных клещей взаимосвязано с сезонным ходом их обилия. Эта связь позволяет предвидеть и ретроспективно оценить ход сезонного обилия активных особей по их возрастному составу, и наоборот — возраст по сезонному ходу обилия.

Литература

- Арумова Е. А., Рубина М. А. 1974. Первое появление активности (активация) клещей Ixodes persulcatus P. Sch. и продолжительность их жизни в Западных Саянах. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 43 (2): 179—186. Балашов Ю. С. 1961. Динамика запасных питательных веществ и определение
- возраста у голодных иксодовых клещей. Зоол. журн., 40 (9): 1354—1363. Балашов Ю. С. 1962. Определение физиологического возраста и возрастной состав голодных самок Ixodes ricinus и Ixodes persulcatus в Ленинградской обл. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 31 (1): 47—55.
- К н я з е в а Н. И. 1964. Физиологический возраст и возрастной состав в природной К н я з е в а Н. И. 1964. Физиологический возраст и возрастной состав в природной популяции голодных самок Ixodes persulcatus P. Sch. в Красноярском крае и Карельской АССР. — В кн.: К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии: «Наука», М.—Л.: 84—91.

 К о р е н б е р г Э. И., Л е б е д е в а Н. Н., Ж у к о в В. И. 1974. Географическая изменчивость и типы сезонной активности взрослых Ixodes persulcatus P. Sch. — Бюлл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 79 (4): 34—43.

 Л ы к о в В. А. 1966. Влияние температуры на интенсивность расходования запасных питательных веществ у Ixodes persulcatus P. Sch. — Уч. зап. Пермск. гос. унив-та. 130: 149—157.

- унив-та. 130: 149—157. Лыков В. А. 1967. Возрастной состав природных популяций Ixodes persulcatus Р. Sch. в южной тайге Предуралья. Зоол. журн., 46 (1): 136—139.
- Репкина Л. В. 1971. Некоторые дополнения к методике определения физиологического возраста иксодовых клещей (на примере Ixodes persulcatus P. Sch. Западного Саяна). — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 40 (1): 62—67.

¹ В данном случае мы использовали значение возраста, определенного эмпирически. В случае отсутствия эмпирических данных на какую-то дату значение возраста можно рассчитать, как это было показано выше.

Репкина Л. В. 1972. Определение физиологического возраста голодных самцов Ixodes persulcatus P. Sch. в Западном Саяне. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 41 (1): 36—39.

Репкина Л. В. 1976. Неравномерность старения кишечного эпителия голодных клещей Ixodes persulcatus. — Паразитология, 10 (6): 526—530.

Рубина М. А., Наумов Р. Л. 1970. Распределение клещей Ixodes persulcatus P. Sch. на северном склоне Западных Саян и факторы, его определяющие. Сооб. І. Распределение взрослых І. persulcatus. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 39 (3): 269—274.

Успенский И. В., Репкина Л. В. 1974. Физиологический возраст и чувствительность к ДДТ клещей Ixodes persulcatus P. Sch. природной популяции. — Паразитология. 8 (1): 3—11.

Паразитология. 8 (1): 3—11. Хижинский П. Г. 1968. Расходование запасных питательных веществ голодными самками Ixodes persulcatus P. Sch. в течение жизни. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 37(3):291-297.

CHANGES IN THE PHYSIOLOGICAL AGE AND ABUNDANCE OF IXODES PERSULCATUS TICKS DURING THE PERIOD OF THEIR ACTIVITY (IXODIDAE)

S. P. Rasnitzin, L. V. Repkina

SUMMARY

Analysis of the regularity of seasonal changes in physiological age of adult ticks of I. persulcatus has shown that this regularity is described quite satisfactorily by the asymptotic function, by means of which age can be estimated during season for any time. Changes in the age composition of active ticks are associated with the seasonal fluctuations in their abundance. Due to this connection fluctuations in the seasonal abundance of active individuals can be foreseen and evaluated retrospectively by their age composition and conversely age by seasonal fluctuations in ticks' abundance.